

Vergleichende biometrische Untersuchungen am Schädel von Festlands- und Inselpopulationen der Wanderratte (*Rattus norvegicus* Berkenhout, 1769)

VON R. PODLOUCKY

Aus dem Zoologischen Institut und Zoologischen Museum der Universität Hamburg

Eingang des Ms. 26. 11. 1975

Einleitung

Deutliche Resistenzunterschiede gegenüber Cumarinderivaten bei Insel- (Norderney, Borkum) und Festlandspopulationen (Stade) der Wanderratte (TELLE 1971, 1972) lassen genetische Differenzen zwischen diesen Populationen vermuten. In diesem Zusammenhang stellt sich die Frage, ob neben diesen physiologischen auch morphologische Merkmalsdifferenzen nachzuweisen sind. Bisherige Untersuchungen anhand einer Schädelanalyse haben bei einer Reihe von Säugetieren, u. a. auch bei Nagern (z. B. PIETSCH 1970 bei Bismarcken), signifikante Merkmalsunterschiede zwischen Populationen, insbesondere auf Inseln, ergeben (Lit. s. MAYR 1967). Vergleichbare Befunde für die Wanderratte fehlen bisher. Erste allometrische Untersuchungen an Schädeln von Wander- und Laborratten führten zu keinen eindeutigen Differenzen (SORBE und KRUSKA 1975).

Material und Methode

Vermessen wurden jeweils 60 Schädel (30 ♂♂, 30 ♀♀) von den folgenden vier in Niedersachsen (BRD) liegenden Fangstellen: Müllplatz Nienburg, Müllplatz Stade-Riensförde, Müllplatz Borkum und Müllplatz Norderney-Südstrandpolder. Nach TELLE (mdl.) stammen die Wanderratten aller vier Fangorte aus jeweils „anonymen Rudeln“. TELLE (1966) versteht unter solchen bei hoher Populationsdichte entstehenden „anonymen Rudeln“ Rattenverbände, in denen sich die Angehörigen nicht mehr erkennen, wobei gleichzeitig mit zunehmender Rudelgröße die Bereitschaft zur Revierverteidigung gegenüber Fremdratten absinkt.

Sämtliche Schädel stammen von adulten Tieren. Als Kriterium für ihre Abgrenzung gegenüber Jungtieren wurde nicht der Abkautungsstand der Molaren gewertet, da dieser bei der auf Müllplätzen oft unüblichen Nahrung bei gleichem Alter recht unterschiedlich ausfallen kann, sondern ein Mindestgewicht von 200 g unter Ausschluß gravider ♀♀.

Von jedem Schädel wurden die folgenden vier Maße nach DUERST (1926), z. T. etwas abgeändert, genommen:

1. Schädelnlänge: vom Opisthion bis zum Vorderrand des Praemaxillare.
2. Diastemalänge: vom aboralen Alveolenrand des Incisivus bis zum oralen Alveolenrand des M¹.
3. Hirnhöhlenlänge: vom Opisthion bis zum vordersten Punkt der Lamina cribrosa.
4. Jochbogenbreite: Abstand zwischen den am weitesten lateral gelegenen Punkten der Jochbögen am oralen Ende der Processus zygomatici der Squamosa.

Jede Messung wurde dreimal ausgeführt. Die Maße 1, 3 und 4 wurden mit einer Schublehre bei einer Ablesegenauigkeit von 0,1 mm gemessen, Maß 2 mit einem Stechzirkel, wobei auf 0,1 mm geschätzt wurde.

Die Schädelnlänge gilt nach DUERST (1926) als das Hauptmaß zur Charakteristik des Schädels und wurde deshalb als Bezugsgröße verwendet. Da Gesichts- und Hirnschädel recht unterschiedliche Größenabhängigkeiten zeigen (BÄHRENS 1961; BREITWIESER 1969;

HÜCKINGHAUS 1961; KLATT 1951; MOORE 1966; RÖHRS 1959; STARCK 1954), sollen die Diastemalänge den Gesichtsschädel, die Hirnhöhlenlänge den Hirnschädel repräsentieren. Auf die Bedeutung der Jochbogenbreite als Maß für die Breite von Säugerschädeln haben u. a. DUERST (1926) und BREITWIESER (1969) bereits hingewiesen.

Die Länge der oberen Molarenreihe zeigte innerhalb der Populationen keine gesicherte Beziehung zur Schädelgröße (Allometrieexponent $a = 0,01 - 0,09$), eine Tatsache, auf die auch MOHR (1950) und BREITWIESER (1969) bei anderen Rodentia hingewiesen haben. Dieses Maß soll daher außer Betracht bleiben.

Die Formeln für den Vergleich der Schädelgrößen wurden SACHS (1969) entnommen.

Um Proportionsunterschiede zu erkennen, wurde die Beziehung zwischen der Schädelgröße und den übrigen Maßen untersucht. Für jedes Maßpaar und jede Population wurde die Allometrieformel $y = b \cdot x^a$ berechnet, die logarithmiert folgende Geradengleichung ergibt: $\log y = \log b + a \log x$ (KREYSZIG 1968; SACHS 1969; WEBER 1964). Die Signifikanz von Differenzen im Anstieg wurde mit einem t-Test, die von Unterschieden in der Lage durch Berechnen der Konfidenzbereiche für die einzelnen Geraden geprüft (KREYSZIG 1968).

Die Berechnung geschlechtsspezifischer Allometrieergeraden in den einzelnen Populationen ergab nur für die Jochbogenbreite der Stader und Norderneyer Wanderratten schwach signifikante Unterschiede zwischen den ♂♂ und ♀♀ (PODLOUCKY 1974). Da in beiden Geschlechtern sonst keine Differenzen auftraten, wurden sie in der statistischen Analyse vereinigt.

Ergebnisse

Wie Tab. 1 und Abb. 1 zeigen, besitzen die Wanderratten der Insel Borkum signifikant kürzere Schädel als die der Festlandspopulationen von Stade und Nienburg.

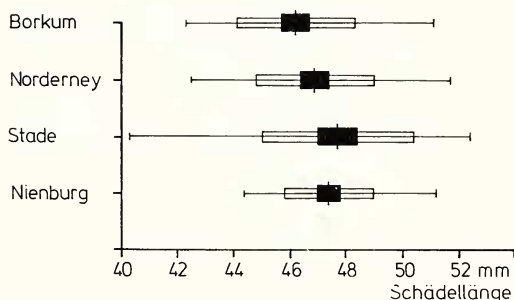


Abb. 1. Variationsbreite, Mittelwert mit 95%o-Konfidenzintervall (schwarz) und Standardabweichung (umrandet) für die Schädelgröße

Diese stimmen in ihrer Schädelgröße annähernd überein. Eine Zwischenstellung nehmen die Ratten von Norderney ein, deren Unterschiede sich jedoch weder von Borkum noch von den Festlandsratten statistisch absichern lassen.

Wesentlich aussagekräftiger ist der Vergleich von Schädelproportionen zwischen den Populationen. Tab. 2 gibt die Allometrie konstanten und Korrelationskoeffizien-

Tabelle 1
Absolute Schädelgröße

Population	n	$\bar{x} \pm VB$	Min—Max	s
Borkum	60	46,20 \pm 0,54	42,3 — 51,1	\pm 2,11
Norderney	60	46,95 \pm 0,53	42,5 — 51,7	\pm 2,05
Stade	60	47,69 \pm 0,70	40,3 — 52,4	\pm 2,73
Nienburg	60	47,43 \pm 0,41	44,4 — 51,2	\pm 1,58

n = Stichprobenumfang; \bar{x} = Mittelwert; VB = Vertrauensbereich für den Mittelwert bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5 %; s = Standardabweichung.

Tabelle 2

Allometrikonstanten für die Schädel der vier untersuchten Populationen

Maße, korreliert mit der Schädel länge	n	a	log b	r	zw bei 0,1 %
Diastemalänge					
Nienburg	60	1,12729	— 0,74657	0,85812	0,42
Stade	59	1,14409	— 0,77465	0,94768	0,42
Norderney	60	1,21616	— 0,88720	0,92718	0,42
Borkum	60	0,98601	— 0,50596	0,89757	0,42
Hirnhöhlenlänge					
Nienburg	60	0,85047	+ 0,02837	0,91723	0,42
Stade	59	0,82349	+ 0,07467	0,96163	0,42
Norderney	60	0,79458	+ 0,12022	0,94749	0,42
Borkum	60	0,97939	— 0,19216	0,91037	0,42
Jochbogenbreite					
Nienburg	60	0,95089	— 0,22115	0,73320	0,42
Stade	59	1,15811	— 0,56256	0,89813	0,42
Norderney	60	0,95390	— 0,21754	0,84606	0,42
Borkum	60	0,87365	— 0,07644	0,81275	0,42

ten zwischen der Schädel länge und den drei übrigen Maßen wieder. Diese sind in allen Populationen mit der Schädel länge bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 0,1 % positiv korreliert.

Erwartungsgemäß sind die Unterschiede zwischen den beiden Festlandspopulationen Nienburg und Stade gering. Lediglich im Bereich der Jochbogenbreite lassen sich geringfügige Differenzen im Anstieg der Allometriergeraden feststellen: Die Nienburger Wanderratten haben bei größeren Schädeln geringere Jochbogenabstände als vergleichbare Ratten aus Stade.

Deutlicher sind die Unterschiede zwischen den beiden Inselpopulationen Norderney und Borkum. Die Allometriergeraden für die Diastemalänge divergieren („Divergenz“, „Konvergenz“, s. BOHLKEN 1962), d. h. die Konfidenzbereiche decken sich bei mittelgroßen Schädeln völlig, weichen aber bei größeren Schädeln auseinander: Die Borkumer Ratten mit größeren Schädel längen sind kurzschnäuziger als solche von Norderney. Die Allometriergeraden der Hirnhöhlenlänge verhalten sich konvergent zueinander. Nur im Bereich kleinerer Schädel haben die Ratten von Borkum eine signifikant kürzere Hirnhöhle als die von Norderney. Die Allometriergeraden für die Jochbogenbreite verlaufen parallel. Unterschiede bestehen nur in der Integrationskonstanten b („Transposition“, s. MEUNIER 1959). Bei gleicher Größenabhängigkeit von der Schädel länge besitzen die Borkumer Ratten durchschnittlich größere Jochbogenabstände als entsprechende von Norderney.

Der Vergleich zwischen den Insel- und Festlandspopulationen führt zu folgenden Ergebnissen: Die Norderneyer Wanderratten sind durch ein größeres Diastema gekennzeichnet, als es die Ratten von Nienburg und Stade bei gleicher Schädelgröße haben (Transposition, Abb. 2). Dagegen zeigen sich bei den Hirnhöhlen längen keine signifikanten Unterschiede (Abb. 3). Die Allometriergeraden für die Jochbogenbreiten verlaufen bei den Populationen Norderney und Nienburg mit signifikantem Abstand parallel (Transposition, Abb. 4), die Norderneyer Ratten besitzen größere Jochbogenabstände. Zwischen den Ratten von Norderney und Stade bestehen zwar

signifikante Differenzen im Anstieg der Geraden, jedoch überschneiden sich die Konfidenzbereiche bei gleich großen Schädeln völlig.

Die Allometriegeraden für die Diastemalänge der Populationen von Borkum und Nienburg zeigen keine signifikanten Unterschiede, die von Borkum und Stade kon-

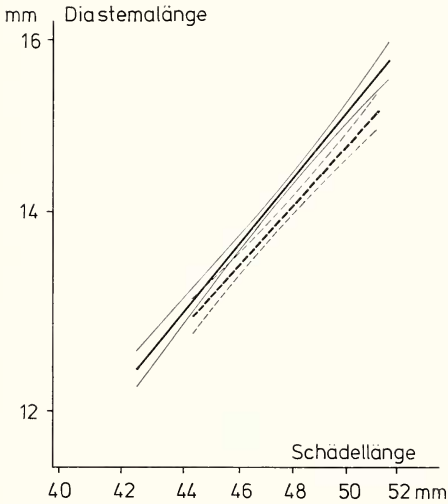


Abb. 2. Population Nienburg (---) und Norderney (—). Allometriegeraden (dicke Linien) und Konfidenzbereiche (dünne Linien) für die Beziehung Diastemalänge/Schädel-
länge. Doppelt logarithmische Auftragung

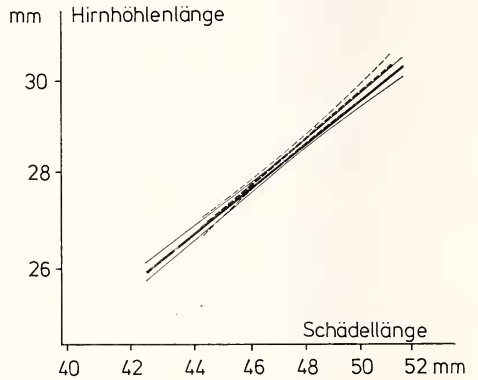


Abb. 3. Population Nienburg (---) und Norderney (—). Allometriegeraden (dicke Linien) und Konfidenzbereiche (dünne Linien) für die Beziehung Hirnhöhlenlänge/Schädel-
länge. Doppelt logarithmische Auftragung

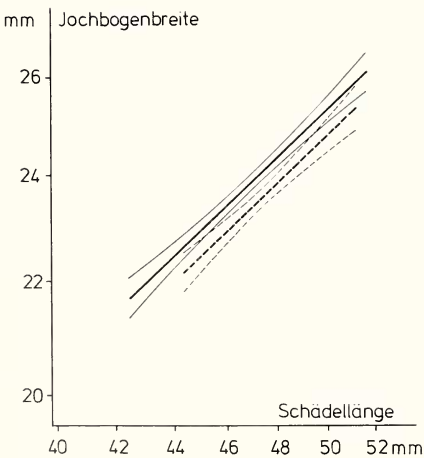


Abb. 4. Population Nienburg (---) und Norderney (—). Allometriegeraden (dicke Linien) und Konfidenzbereiche (dünne Linien) für die Beziehung Jochbogenbreite/Schädel-
länge. Doppelt logarithmische Auftragung

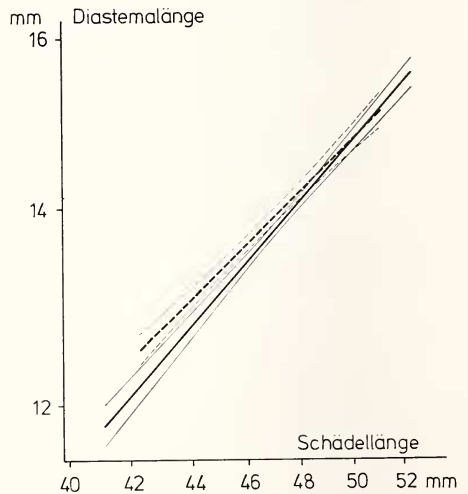


Abb. 5. Population Stade (—) und Borkum (---). Allometriegeraden (dicke Linien) und Konfidenzbereiche (dünne Linien) für die Beziehung Diastemalänge/Schädel-
länge. Doppelt logarithmische Auftragung

vergieren deutlich (Abb. 5). Die Hirnhöhlenlänge der Borkumer Ratten ist im Bereich kleinerer Schädel signifikant kürzer als die der untersuchten Festlandsratten; zwischen den Allometriegeraden liegt Konvergenz vor (Abb. 6). Die Jochbogenbreite läßt die sichtbarsten Differenzen erkennen. Ein verhältnismäßig großer Abstand befindet sich zwischen den entsprechenden, parallel verlaufenden Geraden von Borkum und Nienburg (Transposition), während die Geraden von Borkum und Stade konvergieren (Abb. 7). Die Borkumer Wanderratten zeichnen sich durch allgemein größere Jochbogenabstände aus, wobei dieses Merkmal bei dem Vergleich mit den Stader Ratten nicht so deutlich hervortritt.

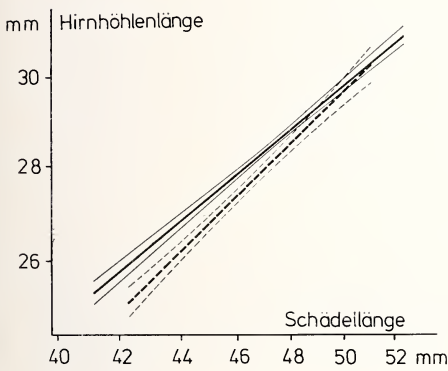


Abb. 6. Population Stade (—) und Borkum (- - -). Allometriegeraden (dicke Linien) und Konfidenzbereiche (dünne Linien) für die Beziehung Hirnhöhlenlänge/Schädellänge. Doppelt logarithmische Auftragung.

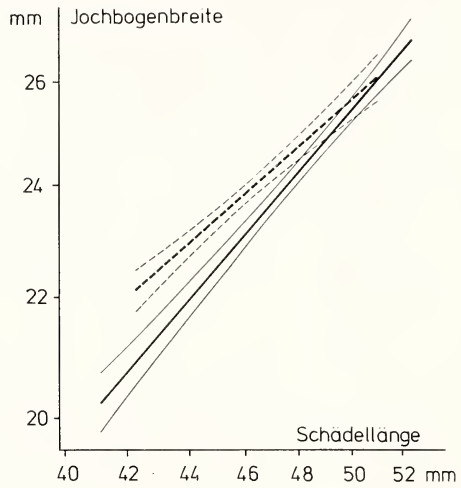


Abb. 7. Population Stade (—) und Borkum (- - -). Allometriegeraden (dicke Linien) und Konfidenzbereiche (dünne Linien) für die Beziehung Jochbogenbreite/Schädellänge. Doppelt logarithmische Auftragung.

Diskussion

Die in der vorliegenden Untersuchung gefundenen Allometrien am Schädel von *Rattus norvegicus* entsprechen in ihrer Tendenz den bei anderen Säugern festgestellten Ergebnissen: positive Allometrie am Gesichtsschädel (Diastema) und negative Allometrie am Hirnschädel (Hirnhöhlenlänge) und in der Jochbogenbreite (BÄHRENS 1961; KLATT 1951; PIETSCH 1970; RENSCH 1954; STARCK 1954). Eine Ausnahme macht allerdings die Jochbogenbreite der Stader Ratten, die einen positiven Allometriexponent besitzt (Tab. 2), und die Diastemalänge der Borkumer Population, deren Allometriegerade nahezu isometrisch verläuft. Entsprechend liegt der Allometriexponent für die Hirnhöhlenlänge mit 0,98 (Tab. 2) verhältnismäßig hoch, auch diese Gerade hat einen nahezu isometrischen Verlauf.

Die Ergebnisse der drei untersuchten Maßkombinate zur Erfassung von Schädelproportionen zeigen, daß die Differenzen zwischen den Populationen mit steigendem Isolationsgrad wachsen: Weitgehende Übereinstimmung besteht zwischen den Ratten von Stade und Nienburg, die durch keine geographische Barriere getrennt sind. Von diesen unterscheiden sich deutlicher die Ratten von Norderney, einer Insel, die 3 km vom Festland entfernt liegt und bei Ebbe nur durch einen schmalen Priel getrennt

ist, der bei entsprechenden Windverhältnissen sogar leerlaufen soll. Daß Wanderratten in der Lage sind, selbst Entfernungen von 4,5 km durch das Watt zurückzulegen, hat das Beispiel der Besiedlung der Hallig Norderoog in den vierziger Jahren gezeigt (HEROLD 1953). Die deutlichsten Unterschiede sind zwischen den Ratten von Borkum und den übrigen Populationen zu finden. Die geringste Entfernung dieser Insel zum Festland beträgt 11 km. Auch bei Ebbe bildet hier der breite Strom der Wester- bzw. Osterems eine Schranke, die von Wanderratten nur schwerlich aktiv überwunden werden kann. Dennoch reichen die in diesem Fall gefundenen Merkmalsdifferenzen nicht zur Abgrenzung einer Unterart aus, obwohl bei zwei anderen Wirbeltierarten für Borkum besondere Subspezies beschrieben worden sind: beim Kaninchen *Oryctolagus cuniculus borkumensis* (D. L. HARRISON 1952) und beim Rebhuhn *Perdix perdix borkumensis* (J. G. HARRISON 1952, zit. in D. L. HARRISON). Die Abtrennung als Unterart geschah bei beiden Arten lediglich aufgrund ihrer abweichenden Fell- bzw. Gefiederfärbung.

Die, bedingt durch die Isolation Borkums, festgestellten Schäeldifferenzen werden noch durch die von SORBE und KRUSKA (1975) an Wanderrattenschädeln aus dem Raum Hannover ermittelten Werte gestützt. Die Allometriexponenten der drei vergleichbaren Schädelproportionen weichen nicht wesentlich von den Werten der Nienburger, Stader und Norderneyer Rattenpopulationen ab, zeigen aber in allen drei Fällen die deutlichsten Unterschiede zu den Borkumer Wanderratten.

Danksagung

Für die Bereitstellung des Materials und die Anregung zu dieser Arbeit bin ich Herrn Dr. TELLE, damaliger Leiter der Abt. f. hygienische Schädlingsbekämpfung des Landes Niedersachsen in Stade, zu Dank verpflichtet. Mein besonderer Dank gilt Frau Prof. Dr. OBOUSIER (Zoologisches Institut u. Zoologisches Museum der Universität Hamburg), die nach dem Tode Dr. TELLES mit wertvollen Ratschlägen zum Gelingen dieser Arbeit beitrug. Für hilfreiche Hinweise bei den statistischen Methoden habe ich Frl. E. WAHL (Biologische Anstalt Helgoland) zu danken.

Zusammenfassung

Die Schädel von 4 Wanderrattenpopulationen aus Niedersachsen — zwei Festlands- und den Inselpopulationen Borkum und Norderney — werden in ihrer Länge und in ihren Allometriegeraden von Diastema- und Hirnhöhlenlänge und der Jochbogenbreite bezogen auf die Schädelhöhe verglichen.

Da nur bei der Jochbogenbreite bei zwei Populationen geringfügige signifikante Unterschiede zwischen den Geschlechtern auftraten, wurden ♂♂ und ♀♀ in der Analyse nicht voneinander getrennt.

Die drei untersuchten Schädelproportionen ergaben für die beiden Festlandspopulationen verhältnismäßig gute Übereinstimmung. Abweichungen zeigten sich bei den Inselpopulationen, weniger stark ausgebildet bei der Insel Norderney, sehr deutlich ausgeprägt bei der Insel Borkum. Der Grad der Divergenz scheint somit mit zunehmender Isolation zu wachsen.

Summary

Comparative biometrical investigations on skulls of the Norway Rat (Rattus norvegicus Berkenhout, 1769) from continental and island populations

The skulls of four populations of the Norway Rat from Lower Saxony (Federal Republic of Germany) — two continental and two island populations (islands of Borkum and Norderney, North Sea) — were compared as to their total length and their allometric values for the diastema length, brain-cavity length and the external distance between the zygomatic arches.

Since only the values for the latter characteristic proved to differ between sexes in two populations, ♂♂ and ♀♀ were treated in common in the following analyses.

The two continental populations exhibited a relatively close conformity. However, significant morphometric differences were found analysing the island populations. Divergencies were marked in comparisons of the Borkum population with those from the remaining three sites and less in the corresponding studies on the Norderney animals. It can be concluded that there is a correlation between the degree of interpopulation differences and the increase of isolation.

Literatur

- BÄHRENS, D. (1961): Zur Bedeutung allometrischer Untersuchungen für das Studium innerartlicher Variabilität des Schädels von Musteliden. *Z. Säugetierkunde* **26**, 154—157.
- BOHLKEN, H. (1962): Probleme der Merkmalsbewertung am Säugetierschädel, dargestellt am Beispiel des *Bos primigenius* Bojanus, 1827. *Morph. Jb.* **103**, 509—661.
- BREITWIESER, B. (1969): Untersuchungen zur innerartlichen Variabilität des Schädels von *Batherygus suillus suillus* (Schreber, 1782, Mammalia, Rodentia, Batherygidae). *Z. Säugetierkunde* **34**, 321—347.
- DUERST, J. U. (1926): Vergleichende Untersuchungsmethoden am Skelett bei Säugern. *Handb. d. biol. Arbeitsmethoden*, Abt. VII, T. 1. Ed. Abderhalden.
- HARRISON, D. L. (1952): A new subspecies of the rabbit (*Oryctolagus cuniculus* Linnaeus) from Borkum island, in North-West Germany. *Ann. Mag. nat. Hist.* (12) **5**, 676—678.
- HEROLD, W. (1953): Über Wanderbewegungen der Wanderratte (*Rattus norvegicus* Erxl.). *Anz. f. Schädlingskd.* **26**, 73—78.
- HÜCKINGHAUS, F. (1961): Die Bedeutung der Allometrie für die Systematik der Rodentia. *Z. Säugetierkunde* **26**, 142—146.
- KLATT, B. (1951): Die theoretische Biologie und die Problematik der Schädelform. *Biol. Gen.* **19**, 51—89.
- KREYSZIG, E. (1968): Statistische Methoden und ihre Anwendungen. 3. Aufl. Göttingen: Vandenhoeck & Ruprecht.
- MAYR, E. (1967): Artbegriff und Evolution. Hamburg und Berlin: Paul Parey.
- MEUNIER, K. (1959): Die Allometrie des Vogelflügels. *Z. wiss. Zool.* **161**, 444—482.
- MOHR, E. (1950): Die freilebenden Nagetiere Deutschlands und der Nachbarländer. 2. Aufl. Jena: G. Fischer.
- MOORE, W. J. (1966): Skull growth in the albino rat (*Rattus norvegicus*). *J. Zool., Lond.* **149**, 137—144.
- PIETSCH, M. (1970): Vergleichende Untersuchungen an Schädeln nordamerikanischer und europäischer Bismarratten (*Ondatra zibethicus* L., 1766). *Z. Säugetierkunde* **35**, 257—288.
- PODLOUCKY, R. (1974): Biometrische Untersuchungen am Schädel der Wanderratte (*Rattus norvegicus*), ein Vergleich verschiedener Populationen. Hamburg (Dipl.-Arb. i. Fachbereich Biologie d. Universität Hamburg).
- RENSCH, B. (1954): Neuere Probleme der Abstammungslehre. 2. Aufl. Stuttgart: Enke.
- RÖHRS, M. (1959): Neue Ergebnisse und Probleme der Allometrieforschung. *Z. wiss. Zool.* **162**, 1—95.
- SACHS, L. (1969): Statistische Auswertungsmethoden. 2. Aufl. Berlin — Heidelberg — New York: Springer.
- SORBE, D.; KRUSKA, D. (1975): Vergleichende allometrische Untersuchungen an den Schädeln von Wander- und Laborratten. *Zool. Anz., Jena*, **195**, 124—144.
- STARCK, D. (1954): Morphologische Untersuchungen am Kopf der Säugetiere, besonders der Prosimier, ein Beitrag zum Problem des Formwandels des Säugerschädels. *Z. wiss. Zool.* **157**, 169—219.
- TELLE, H.-J. (1966): Beitrag zur Kenntnis der Verhaltensweise von Ratten, vergleichend dargestellt bei *Rattus norvegicus* und *Rattus rattus*. *Z. Angew. Zool.* **53**, 129—196.
- (1971): Resistance to Warfarin of the brown rat (*Rattus norvegicus*) in Germany. WHO/VBC/71.331.
- (1972): Resistenz von Wanderratten gegenüber Warfarin in der Bundesrepublik Deutschland. *Anz. f. Schädlingskd. u. Pflanzenschutz* **45**, 17—20.
- WEBER, E. (1964): Grundriß der biologischen Statistik. 5. Aufl. Jena: G. Fischer.

Anschrift des Verfassers: Dipl.-Biol. RICHARD PODLOUCKY, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität Hamburg, Martin-Luther-King-Platz 3, D-2000 Hamburg 13